Über die Blattentfaltung der Amherstieen

von

F. Czapek.

Botanische Ergebnisse der im Jahre 1907 mit Unterstützung der Kaiserl. Akademie ausgeführten Reise nach Java und Britisch-Indien. Nr. I.

(Mit 4 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 11. Februar 1909.)

Vor etwa 20 Jahren hat Treub[1] zuerst der merkwürdigen Vorgänge bei der Laubentfaltung von *Amherstia* und ihrer Verwandten mit den Worten gedacht: »Wie günstig das Klima genannter Länder für die Entwicklung junger Pflanzenteile ist, geht am besten aus dem Verhalten vieler baumartiger Leguminosen hervor. Sehr junge Zweige mit vielen noch nicht grün gefärbten Blättern hängen, als wären sie aus der Knospe gefallen, schlaff herunter; in diesen ist die Gewebedifferenzierung noch unvollkommen. Erst später werden sie fester und erheben sich. Schöne Beispiele hierfür kann man beobachten bei Arten von *Brownea* und *Ionesia,* besonders aber bei *Amherstia nobilis* Wallr. und *Maniltoa gemmipara* Scheff.«

Seither haben sich mehrere der zahlreichen Botaniker, welche die Tropen in den beiden letzten Dezennien aufgesucht haben, mit dieser merkwürdigen Erscheinung befaßt und vor allem auf den Charakter dieser eigenartigen Blattentfaltung als Anpassungserscheinung Rücksicht genommen. So sieht Stahl[2]

[1] M. Treub, Handelingen van het eerste Nederlandsch Natiuur en Geneeskundig Congres, gehouden te Amsterdam 30. September 1887, Ref. von Janse im Botan. Zentralbl., Bd. 35, p. 328 (1888).

[2] E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt. Ein Beitrag zur Pflanzenbiologie. Annal. du Jard. Botan. de Buitenzorg, Tome 11, p. 98 (1893).

in der hängenden Knospenlage eine Einrichtung zur Vermeidung von Knickungen durch Regen. Wiesner[1] spricht in seinen »Pflanzenphysiologischen Mitteilungen aus Buitenzorg« mehrfach von der Hängelage des jungen Laubes der *Amherstia* und sieht in dieser Eigentümlichkeit eine Einrichtung zum Schutze des Chlorophylls in den noch nicht völlig entwickelten Blättern. F. W. Keeble[2] wendete sich gegen Stahl's Anschauungen bezüglich der Bedeutung der hängenden Lage der jugendlichen Blätter als Schutzeinrichtung gegen die mechanische Gewalt des Regens. Auf Grund einer Reihe von Versuchen mit Blättern von *Amherstia* und *Brownea* kommt Keeble vielmehr zu dem Ergebnis, daß die Vertikalstellung die jungen Blätter gegen die Wirkungen zu starker Insolation schützt. Wenn die jungen Blätter absichtlich horizontal gelegt wurden, so transpirierten dieselben bedeutend mehr als wie in ihrer natürlichen Vertikallage. Daß bestimmte Anpassungen bei dem phylogenetischen Zustandekommen der eigentümlichen Entfaltung der jungen Triebe von *Amherstia* und ihren Verwandten im Spiele sind, insbesonders Anpassung gegenüber den Besonnungsverhältnissen, darüber kann wohl kaum ein Zweifel bestehen. Doch sind sicher verschiedene Einflüsse im Spiele, wie schon Haberlandt[3] in seinem bekannten Werke »Eine botanische Tropenreise« hervorgehoben hat. Den bereits von anderen Autoren gewürdigten Momenten, welche hier in Frage kommen, möchte ich noch die Bedeutung der Hängelage für die Ausnützung des zur Verfügung stehenden Raumes anfügen. Für rasch wachsende Organe, welche noch dazu eines gewissen Lichtschutzes bedürfen, ist wohl kaum eine vorteilhaftere Lage für die ungestörte rasche Streckung denkbar als die Hängestellung der jungen *Amherstia*-Blätter.

Die Bildung von Knospen, an deren allgemeines Vorkommen wir so sehr gewöhnt sind, ist eine Anpassung an die periodisch wiederkehrende Vegetationsruhe und an jene

---

[1] J. Wiesner, Beobachtungen über Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls tropischer Gewächse. Diese Berichte, Bd. 103, Januar 1894, p. 19 bis 20. Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen II. Ebenda Bd. 104, Juli 1895, p. 62.

[2] F. W. Keeble, Annals of Botany, 1895, p. 59.

[3] G. Haberlandt, Eine botanische Tropenreise. Leipzig 1893, p. 117.

Faktoren, welche die Vegetationsruhe im Verlaufe der Stammesgeschichte auszubilden behilflich waren. In dem immerwährend gleich warmen und gleich feuchten Klima der äquatorialen Länder, wo so viele Erscheinungen der Periodizität gleichsam in ungeordnetem Zustande vorhanden sind und gleichsam auf Selektion durch äußere Einflüsse warten, fehlen eben auch solche Fälle nicht, in welchen überhaupt keine Knospenbildung vorhanden ist, sondern wo sich die Internodien strecken, bevor noch die Blätter ihre Gewebe und ihr Chlorophyll ausgebildet haben. Ähnliche Abstufungen in der Entwicklung der jungen Organe finden wir auch bei Wasserpflanzen, besonders bei den Algen. *Amherstia,* deren auffallende Laubentfaltung Treub sehr treffend als »Ausschütten der jungen Blätter« sprachlich charakterisiert hat, repräsentiert den extremsten Fall in dieser Reihe von Vorkommnissen. Hier werden die Internodien stark gestreckt, bevor noch die Blätter über ein fast embryonal zu nennendes Stadium hinausgekommen sind. Bei den übrigen von mir untersuchten Amherstieen sind die jungen Internodien weit weniger gestreckt, wenn sich die Blätter in raschem Tempo entfalten. Hängende junge Zweige mit Büscheln von bleichen, noch unentwickelten Blättern sind aber überhaupt bisher nur von diesen Cäsalpinaceen bekannt und Stahl und Schimper[1] heben ausdrücklich hervor, daß sonst derartige Fälle nicht bekannt geworden sind. Hingegen sind Hängeblätter, d. h. einzelnstehende junge, vertikal herabhängende junge Blätter an aufrechten Zweigspitzen, in den heißen Ländern bei Bäumen aus den verschiedensten Familien der Angiospermen keine seltenen Vorkommnisse. Stahl zählt als Beipiele auf: *Monstera deliciosa, Theobroma Cacao, Durio zibethinus, Quercus glaberrima, Acer laurifolium.* Als schönes Beispiel darf ich noch die als Ziergewächs häufig angepflanzte *Mesua ferrea* L. aus der Familie der Guttiferen erwähnen, deren schlaff herabhängende junge Blätter in der Sonne rot gefärbt sind, während sie im Schatten eine bleich-gelbgrüne Farbe besitzen. Über die Mechanik der Entwicklung der Hängezweige ist noch sehr

---

[1] A. F. W. Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898, p. 356 ff.

wenig sicheres bekannt, so daß ich gelegentlich meines mehrwöchentlichen Aufenthaltes in Peradeniya bei Kandy auf Ceylon mich entschloß, die einschlägigen Fragen einem erneuten experimentellen Studium zu unterwerfen. Meine Studienobjekte waren hauptsächlich vier Bäume aus der Gruppe der Amherstieen: die *Amherstia nobilis* selbst, ferner *Humboldtia laurifolia,* dann *Brownea grandiceps* und *Saraca indica.* Alle diese Bäume finden sich in dem herrlich gelegenen Garten von Peradeniya in zahlreichen prächtigen Exemplaren reichlich vertreten, so daß die Bearbeitung der zu untersuchenden Fragen nach Wunsch in Angriff genommen werden konnte.

Herrn Direktor J. Willis, welcher mir die Arbeitsmittel des wohleingerichteten Laboratoriums der Royal Botanic Gardens of Peradeniya in liberalster Weise zur Verfügung stellte und mich während meines Aufenthaltes in Ceylon in jeder Weise mit Rat und Tat unterstützte, sage ich meinen herzlichsten Dank. Herrn Dr. T. Petch, dem Mykologen der Anstalten von Peradeniya, sowie Herrn H. F. Mac Millan, dem Kurator der Peradeniya Gardens, bin ich für manchen Rat und manche Hilfeleistung gleichfalls dankbar verpflichtet.

Die Ausarbeitung der Versuchsergebnisse sowie die Ausführung der meisten anatomischen Untersuchungen konnte ich erst nach meiner Rückkunft nach Europa in Angriff nehmen. Bei diesen Untersuchungen sowie bei der Anfertigung der Zeichnungen hat mir Fräulein Kate Mackenzie wertvolle Hilfe geleistet, wofür ich ihr meinen herzlichen Dank sage.

Schließlich ergreife ich hier die Gelegenheit, der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien für die Verleihung des Stipendiums zum Besuche des Botanischen Gartens zu Buitenzorg im Jahre 1907 meinen ergebenen Dank öffentlich auszusprechen.

Nach den Angaben von F. W. Schimper, die das bis dahin bekannt Gewordene zusammenfassen, ist das vertikale Herabhängen der jungen Sprosse von *Amherstia* lediglich durch fehlenden Turgor, bei den Hängeblättern gleichzeitig durch aktive Krümmung der Blattpolster bedingt. Die herabhängenden

Blätter erhalten nach Schimper ihre definitive Differenzierung erst, nachdem sie ihr Flächenwachstum abgeschlossen haben. Dann tritt das Chlorophyll in den bisher farblosen und kleinen Chromatophoren auf, während sich das anfangs homogene Mesophyll in Palisaden- und Schwammparenchym differenziert und seine zarten Wände verstärkt. Diese Vorgänge werden nun von dem allmählichen Eintritt der Turgeszenz und Gewebespannung begleitet.

Über die Mechanik der Blattentfaltung ist eigentlich nichts bekannt und dann bedürfen die öfters wiederkehrenden Angaben über »Mangel an Turgor« etc. in den jugendlichen Blättern einer näheren Begründung. Es sei aber gleich hier hervorgehoben, daß nach meinen Erfahrungen von einem turgorlosen Zustand bei den jungen *Amherstia*-Blättern nicht die Rede sein kann.

I. Amherstia nobilis Wallr.

Diese im ganzen tropischen Asien beliebte Zierpflanze ist angeblich in Malacca und Tenasserim heimisch. In Burmah wird sie besonders in den Gärten um die Pagoden gepflanzt. Nach Ceylon wurde sie 1860 eingeführt. Es ist mir nicht bekannt, ob der Namen des schönen Baumes mit dem am Golfe von Martaban unweit von Rangoon gelegenen Orte Amherst südlich von dem tempelberühmten Maulmain in Verbindung zu bringen ist oder ob er direkt von dem englischen Familiennamen abzuleiten ist. *Amherstia nobilis* ist bei uns leider nicht in Gewächshauskultur vorhanden und die Samen scheinenn icht in keimfähigem Zustande nach Europa transportierbar zu sein. Der Wuchs des Baumes ist mäßig hoch mit schattiger, etwas hängender Krone. Ein hübsches freistehend entwickeltes Exemplar befindet sich in unmittelbarer Nähe des Laboratoriumsgebäudes von Peradeniya. Sehr auffallend sind die jungen Triebe, welche etwa $^1/_2$ *m* lang schlaff herabhängen und bleichgrüne Farbe besitzen. Diese hängenden Gebilde bestehen aus einigen ziemlich entwickelten Internodien und den bis 20 *cm* langen gefiederten Blättern. Die Blätter decken sich dicht und formieren so das zylindrisch-spindelförmige Hängegebilde. Das Wachstum der jungen Blätter ist so gut wie abgeschlossen, wenn die Auf-

richtung der Blätter in ihre definitive Stellung beginnt. Man erkennt leicht, daß dieses Aufrichten in den primären Blattknoten an der Basis der Hauptspindel der paarig einfach gefiederten Blätter erfolgt. Die Fiedern hängen dann zunächst noch immer herab. Sie beginnen nun in den Fiederblattpolstern die Aufwärtsbewegung einzuleiten. Zunächst ist diese Krümmungsbewegung als nyktitropische zu bezeichnen, indem die Fiedern deutlich eine herabgeschlagene Nachtstellung und eine mehr horizontale Tagstellung aufweisen. Doch diese periodische Auf- und Abkrümmung findet bald ein Ende und die Fiedern bleiben nun in mäßig gegen die Horizontalebene geneigter Lage fixiert.

Die Aufrichtung der herabhängenden jungen Blätter erfolgt also wesentlich im primären Blattgelenke. Die Ergebnisse meiner Beobachtungen und Versuche ließen keinen Zweifel darüber, daß es sich hierbei um Wachstumskrümmungen in den Knoten handelt, welche schließlich nach Aufhören des Wachstums fixiert werden. Krümmungen durch Turgorvariation, wie sie allgemein bei unseren einheimischen Leguminosen vorkommen, sind hier sicher ausgeschlossen. Um den Fortgang der Krümmung in den Knoten der unversehrten Pflanze kontrollieren zu können, wurden am 18. Oktober an dem *Amherstia*-Baume in der Nähe des Laboratoriums von Peradeniya eine Anzahl von primären Blattknoten vor ihrer Aufkrümmung auf der Ober- und Unterseite mit Tuschemarken versehen, in 5 *mm* Distanz. Die Knoten haben bereits in diesem Stadium eine beträchtliche Größe und sind etwa 30 *mm* lang. Am 26. Oktober, also nach 8 Tagen, zeigten die Messungen folgende Distanzen der Tuschemarken:

a) Knoten, welche zu Beginn des Versuches nach dem Grade ihrer Entwicklung kurz vor dem Beginne der normalen geotropischen Aufkrümmung standen:

1. Konkavseite auf einer Strecke von 20 *mm* um 2 *mm* kürzer als die Konvexseite;
2. gerader Knoten, beiderseits um 1 *mm* verlängert;
3. gekrümmter Knoten, 1 *mm* Verlängerung, respektive Verkürzung auf den gekrümmten Flanken;
4. Krümmung: 2 *mm* Differenz oben und unten;
5. dasselbe;

6. der Knoten eines Blattes, von dem zu Beginn des Versuches die Spreite knapp oberhalb des ersten Fiederpaares, von unten her gerechnet, amputiert worden war. Der Blattknoten hatte sich trotzdem rechtwinkelig aufgekrümmt und zeigte 1 *mm* Längendifferenz in der markierten Strecke oben und unten;
7. weitere drei ältere Blattknoten. Auch hier geotropische Krümmung und 2 *mm* Längendifferenz der markierten Strecke oben und unten.

b) Ganz junge Knoten.

Keiner derselben zeigte eine Verlängerung der markierten Strecke oder eine Krümmung.

Die gemessene Verlängerung oder Verkürzung ließ sich in keinem Falle durch Einlegen der gekrümmten Blattknoten in Kalisalpeterlösung rückgängig machen. Die erwähnten Versuche zeigen auch, daß die Entfernung der Spreite die Aufkrümmung des Knotens nicht hindert. Augenscheinlich ist der Knoten also der Sitz der geotropischen Reizperzeption und er ist unter allen Verhältnissen aktiv geotropisch und vollführt eine Wachstumskrümmung.

Alle diese Verhältnisse der Krümmungsmechanik bei den Pulvini von *Amherstia* erinnern viel mehr an die Krümmungsvorgänge, welche wir von den Halmknoten der Gräser kennen, als an die Krümmungsmechanik in den Knoten der Leguminosen, soweit dieselben bisher studiert worden sind. Deshalb war es für mich auch von Interesse, das Verhalten der *Amherstia*-Blattknoten auf dem Klinostaten zu prüfen. Elfving[1] hat bekanntlich nachgewiesen, daß Grasknoten bei der Rotation um die horizontale Klinostatenachse ihr Längenwachstum fortsetzen, selbst wenn sie im intakten Halm vor Beginn des Versuches keine Spur von Längenwachstum mehr gezeigt hatten. Andererseits habe ich vor längerer Zeit nachgewiesen, daß geotropisch gekrümmte Grasknoten auf dem Klinostaten rotierend die Längendifferenz auf beiden gekrümmten Flanken durch Autotropismus wieder vollständig ausgleichen, so daß

---

[1] Elfving, Verhalten der Grasknoten am Klinostat, Oefversigt af Finska Vet. Soc. Förhandlingar, Bd. 26 (1884), p. 107.

durch eine Wachstumsreaktion eine vollkommene Geradestreckung des Knotens erfolgt.[1]

Drei Zweige von *Amherstia* mit verschieden stark geotropisch gekrümmten Blattknoten wurden am 18. Oktober mittags auf dem Klinostaten um die horizontale Achse in langsame Umdrehung versetzt. Konvex- und Konkavseite der Knoten war zuvor mit Tuschemarken in 5 *mm* Distanz versehen worden. Nach drei Tagen zeigten die Zweige in der Laboratoriumsluft trotz aller Vorkehrungen gegen die Gefahr des Austrocknens Beginn des Welkens und der Versuch mußte abgestellt werden. Bei allen drei Zweigen zeigten die Blattknoten eine Verkürzung der konvexen Flanke um 2 *mm*, während sich die konkave Seite um den gleichen Betrag verlängert hatte. Die Entstehung von Falten auf der Konvexseite zeigte an, daß von einer tatsächlichen Verkürzung wohl nicht die Rede sein kann, sondern vielmehr eine Kompression dieser einen Flanke durch das Voraneilen der Gegenflanke im Wachstum stattgefunden hatte. Wir haben es hier entschieden mit einer ausgleichenden autotropischen Reaktion zu tun, ebenso wie bei den Grasknoten, die in einem einseitig beschleunigten Wachstum besteht.

Bei der Fixierung der geotropischen Wachstumskrümmung der primären Blattgelenke von *Amherstia* spielt die definitive Ausbildung des zentralen Leitbündelzylinders die Hauptrolle. Die Ausbildung von Bastfasern kommt nicht so sehr in Betracht als die starke Zunahme der Libriformfasern im Xylem. Auch in den völlig ausgewachsenen und verholzten Knoten ist nur ein relativ dünner Ring von Bastfasern als mechanische Scheide um den zentralen Leitbündelkörper gelegt. Wenn die Knoten völlige Ausbildung ihrer Leitbündelelemente erreicht haben, ist ihre Biegungsfestigkeit eine relativ hohe. Bei einem Gesamtradius von 5 *mm* des kreisförmigen Querschnittes, wovon etwa 3 *mm* auf die breite parenchymatische Rinde entfallen, ist eine Belastung des an einem Ende fixierten Knotens mit 2000 *g* nötig, um den Krümmungswinkel meßbar zu vergrößern. Bei einer geringfügigen Mehrbelastung ist die Festigkeitsgrenze

---

[1] F. Czapek, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. XXVII, p. 326 (1895).

erreicht und der Knoten bricht durch. Die Länge des wirksamen Hebelarmes betrug in diesen Versuchen 10 bis 15 *mm*.

Nach unseren Feststellungen ist also die geotropische Aktion der *Amherstia*-Blattknoten auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium beschränkt. Es scheint aber auch die Tätigkeit des Längenwachstums nicht ununterbrochen vom Beginn der Entwicklung an bis zur völligen Ausbildung der Gewebe kontinuierlich dieselbe zu sein. Wenigstens konnte ich an jugendlichen Blattknoten, deren Blätter noch längere Zeit in der Hängelage verharrten, keine meßbare Verlängerung konstatieren, während einige Zeit später deutliches Längenwachstum und geotropische Krümmung an denselben auftrat. Nochmals sei hervorgehoben, daß die Entfernung der Blattspreite an der Krümmungstätigkeit allem Anschein nach auch an dem Längenwachstum der Knoten keine Änderung hervorzurufen imstande war. Das Perzeptionsorgan für den geotropischen Reiz ist also offenbar der Knoten selbst und wir haben hier keine Trennung der motorischen und perzipierenden Zone vor uns.

Um die Übersicht über die Entwicklung des *Amherstia*-Blattes zu erleichtern, habe ich vier Hauptstadien ausgewählt, welche durch folgende Merkmale charakterisiert sind:

Stadium I: Die Fiederblättchen sind über der Mitte der Oberseite zusammengeklappt, die Unterseite nach außen wendend, etwa 43 *mm* lang, seidig behaart, blaßgrün, Internodien noch unentwickelt.

Stadium II: Die Fiederblättchen sind schon geöffnet, rot gefärbt, mit grüner Spitze, aus saftigem Gewebe bestehend. Länge der Fiedern 155 *mm*, Oberseite wie bereift. Die Hauptspindel hängt vertikal herab.

Stadium III: Die Fiederblättchen flach offen, braungrün gefärbt, mit grüner saftiger Spitze. Länge der Fiedern 275 *mm*. Die Internodien so lang wie in Stadium II, etwa 75 *mm* messend.

Stadium IV. Blätter offen, braungrün, mit grüner Spitze, welche abzutrocknen beginnt, 270 bis 285 *mm* lang. Internodienlänge 80 *mm*.

Die primären Blattknoten beginnen ihre Aufwärtskrümmung, bevor Stadium III vollständig erreicht ist. Wir

sehen da die Internodien fast ausgewachsen, auch die Fiederblättchen völlig erwachsen, nur noch nicht von der lederigen dunkelgrünen Beschaffenheit, wie sie den alten Blättern zukommt. Nachdem die Krümmung in den Knoten vollzogen ist, erreicht der zentrale Leitbündelkörper derselben seinen definitiven Gehalt an Libriformfasern, welche hier als festigendes Element wirken. Auch in alten Knoten sind Bastfasern nur in einem dünnen Ring ausgebildet und nehmen bis zur Fixierung der Krümmung an Masse nicht nennenswert zu. Die als mechanische Elemente hauptsächlich in Betracht kommenden Libriformfasern haben ziemlich dicke Wände mit schräggestellten Spalttüpfeln.

Auf der Konkavseite der gekrümmten Knoten sind zahlreiche Querfalten, welche nach den mikroskopischen Befunden bis 0·2 *mm* tief einspringen, ausgebildet. Die konvexe Gegenflanke ist hingegen ganz flachgestreckt. In den Epidermiszellen ist auf beiden Seiten wenig Unterschied zu bemerken; doch sind dieselben auf der Konkavseite deutlich höher als breit, auf der Konvexseite etwa von quadratischem Durchschnitte. Die Zellen des Rindenparenchyms weisen, auf Längsschnitten besichtigt, namhafte Differenzen in ihren Dimensionen auf. Auf der Konkavseite ist die radiale Dimension dieser Zellen 40 bis 50 Mikren, die tangentiale Dimension 20 Mikren. Auf der Konvexseite hingegen beträgt die radiale Ausdehnung der Rindenzellen 80 bis 90 Mikren, die tangentiale Dimension ebensoviel. Auch sind die Zellen der Rinde auf der Konvexflanke viel dünnwandiger. Die gegebenen Zahlen beziehen sich auf ältere Knoten. Junge Blattknoten gaben mir bei den Messungen der Zellgröße auf Konvex- und Konkavseite folgende Resultate: auf der Konkavseite die radiale Dimension 30 Mikren, die tangentiale ebensoviel; auf der Konvexseite die radiale Dimension 50 bis 60 Mikren und die tangentiale ebensoviel. Hier war vor allen Dingen demnach die tangentiale Kompression auf der Konkavseite noch nicht ausgeprägt und dann waren die Maßunterschiede auf Konkav- und Konvexseite überhaupt geringer.

Im Rindenparenchym sind Gruppen von Zellen verteilt, welche große Krystalle von Calciumoxalat enthalten. Wenigstens geben diese Krystalle bei Behandlung mit Schwefelsäure reich-

lich die bekannten Gipsnadeln und sind in Salzsäure löslich, in Essigsäure aber unlöslich. In jungen Knoten sind diese Krystalle noch sehr klein. Es machte mir den Eindruck, als ob diese Krystallzellgruppen als mechanische Elemente zur Festigung des Blattknotenparenchyms in Betracht kommen würden. Diese Auffassung scheint mir wenigstens nach den übereinstimmenden Resultaten bei allen meinen Untersuchungsobjekten die plausibelste hinsichtlich der Bedeutung der Krystallzellen zu sein.

Besondere Versuche wurden angestellt, um zu erweisen, ob die jungen Blattstiele wirklich, wie von mehreren Seiten behauptet wurde, ihr schlaffes Herabhängen einem turgorlosen Zustand verdanken.

Es wurden Abschnitte der Hauptspindel ganz junger Blätter zwischen je zwei Fiederpaaren in verschiedenen Altersstadien der Organe herausgeschnitten, sofort genau gemessen und sodann in verschieden konzentrierte Kalisalpeterlösungen gelegt. Nach hinreichend langen Zwischenräumen wurden die Messungen wiederholt, um zu sehen, ob nach Aufhebung des etwa vorhandenen Turgors eine meßbare Verkürzung eingetreten wäre, wie dieselbe bei saftigen Blütenstielen bei Anwendung der gleichen Methode leicht nachweisbar ist. Die vergleichenden Versuche an Schnitten ergaben, daß bei den Zellen im Blattstiele von *Amherstia* die Plasmolyse meist bei 3% Kalisalpeter erfolgt.

Schon die oberflächliche Untersuchung der herausgeschnittenen Abschnitte der Blattstiele zeigte, daß von einem schlaffen turgorlosen Zustande nicht gesprochen werden kann. Es haben vielmehr diese Stiele die normale steife Beschaffenheit von turgeszenten Pflanzenteilen und gleichen nicht im mindesten Organen, welche durch Welken oder Salzwirkung eine Herabsetzung ihres Turgors erfahren haben. Die plasmolytische Untersuchung erwies ferner, daß der Turgor in den parenchymatischen Rindenzellen der Blattstiele etwa den osmotischen Wert einer 3% Salpeterlösung besitzt. Von einem turgorlosen Zustande kann demnach nicht die Rede sein.

Eine Verkürzung der Blattstielstücke in Salpeterlösung konnte jedoch nicht festgestellt werden. Offenbar setzt der

Leitbündelzylinder der Verkürzung frühzeitig einen ansehnlichen Widerstand entgegen, wie es bei Blütenstielen gleichfalls oft vorkommt.

Die nachstehenden Tabellen geben eine Übersicht über die Ergebnisse der erwähnten Messungen.

		$2^1/_2$%	3%	$3^1/_2$%	4%	
		Kalisalpeter				
Stadium	I	18	17	16·5	18·5	*mm* lang
	II	55	57·5	55	51·5	
	III	50	48	49·5	48	
	IV	42	42	43	44	
Nach 5 Stunden:						
Stadium	I	18·5	17·5	17·0	19·5	*mm* lang
	II	54	57·5	56	51	
	III	50	47·5	48·5	47·5	
	IV	41·5	41·5	43	44	
Nach 24 Stunden:						
Stadium	I	19	20[1]	17·5	19	*mm* lang
	II	55	57·5	56	51	
	III	50	47	48·5	47	
	IV	41·5	41	43	43·5	

Im ersten Stadium waren die Bastfasern und die Xylemteile noch ziemlich wenig entwickelt, trotzdem ist eine Verkürzung der Blattstiele auch in diesem Stadium nicht recht nachzuweisen.

Die sekundären Pulvini führen nach der Aufrichtung der Hauptspindel noch eine kurze Zeit lang nyktitropische Bewegungen aus und verholzen dann stark im Xylem. Sie bleiben nun in einer schrägen Lage fixiert stehen, wobei sich der Winkel ihrer Neigungslage nach dem Grade der Belichtung richtet, den das betreffende Blatt genießt.

Wenn wir unsere Erfahrungen über die Bewegungsmechanik der *Amherstia*-Blätter zusammenfassen, so müssen wir sagen, daß das Herabhängen der jungen Internodien und Blattstiele bloß durch die plastische unelastische Beschaffenheit dieser Organe im jugendlichen Zustande bedingt ist und ein

[1] Wohl ein Versuchsfehler im Spiel.

Ende findet, sobald mit der Ausbildung der biegungsfesten Elemente die plastische Beschaffenheit ihrer Gewebe aufhört. Ohne Frage haben sich diese Verhältnisse als Anpassung erhalten, da die schlaffe vertikale Hängelage sowohl für die freie Enfaltung der jungen Organe als auch für die Vermeidung intensiver Belichtung der jungen, noch nicht ergrünten Blätter von erhaltendem und günstigem Einflusse war.

Im Gegensatze zu den vielen einheimischen und tropischen Formen der Leguminosen, welche ihren Bewegungsmechanismus in den Blattknoten als Turgorvariation ausgebildet haben, haben wir es bei den Bewegungen in den Blattknoten von *Amherstia* und, wie wir sehen werden, auch ihrer Verwandten, mit Wachstumskrümmungen zu tun, die natürlich nur so lange möglich sind, als der Knoten wachstumsfähig ist. Die Bewegungsfähigkeit findet ihr Ende in der fortschreitenden Verholzung des zentralen Leitbündelstranges.

Es mögen noch einige Beobachtungen zur physiologischen Anatomie der Laubblätter von *Amherstia* während ihrer Entwicklung hier ihren Platz finden. Wenn sich die Fiederblättchen in jenem Entwicklungsstadium befinden, welches wir oben als Stadium I bezeichnet haben, so sind sie blaßgrün gefärbt, etwa 4·3 *cm* lang, mit einer lang vorgezogenen, 10 *mm* messenden Spitze, mit der Oberseite zusammengefaltet. Versucht man das Blatt auseinanderzunehmen und auszubreiten, so nimmt man wahr, daß die beiden mit ihrer Oberseite aufeinandergelegten Blatthälften daselbst wie verklebt sind. Die mikroskopische Untersuchung lehrt, daß dieses Aneinanderhaften durch einzellige plasmareiche, saftige Haare vermittelt wird. Diese Härchen sind hakenförmig gekrümmt und bedingen so die innige Verbindung der beiden Blattflächen. Später trocknen diese Haare ab und es wird die Verbindung der einander zugekehrten Blattflächen gelöst. In Stadium I ist das Palisadenparenchym noch nicht ausgebildet. Die Epidermis der Blattunterseite zeigt stark papillöse Beschaffenheit. Die Spaltöffnungen sind bereits fertig ausgebildet. Die Struktur der langen Blattspitze unterscheidet sich nicht wesentlich von dem anatomischen Bau der übrigen Teile des jungen Blattes.

Wenn das Stadium II erreicht ist, so sind die Blattfiedern bereits 15·5 *cm* lang, ihre Oberseite liegt nun geöffnet da und das Blatt ist flach ausgebreitet. Die Farbe der Blätter ist rot, mit Ausnahme der Spitze, welche grün gefärbt ist und saftige Beschaffenheit hat. Oberseits erscheinen die Blätter wie bereift. Die grüne Spitze ist nun 2 *cm* lang, ist somit relativ viel weniger in die Länge gewachsen als die übrigen Teile der Spreite. In diesem Stadium sind alle Blattgewebe fertig ausgebildet. Es fällt die stark papillöse Entwicklung der Epidermis der Blattunterseite auf, die Spaltöffnungen sind deutlich eingesenkt. Die papillösen Epidermiszellen sind öfters ziemlich isoliert in ihrem oberen Teile, so daß sie wie kleine Härchen aussehen. Außerdem gibt es ein- und mehrzellige Haare auf beiden Blattseiten, welche zum Teil in Abtrocknung begriffen sind. Im dritten Stadium unserer Entwicklungsskala beträgt die Länge der Blattfiedern 27 bis 28 *cm*, die Oberseite liegt offen, ist braungrün gefärbt. Die Blattspitze ist grün, 2 *cm* lang und beginnt nun einzutrocknen.

Im vierten Entwicklungsstadium beträgt die Blattlänge der Fiedern bis 28·5 *cm*. Die Blätter sind grün und lederig. Die grüne 2 *cm* lange Spitze trocknet ab.

Im allgemeinen hat die Träufelspitze der *Amherstia*-Blätter immer einen mehr jugendlichen Charakter in der Ausbildung ihrer Gewebe und sie entwickelt auch ihr assimilatorisches Parenchym etwas später als die übrigen Teile der Spreite. Die Spaltöffnungen sind an der Träufelspitze normal ausgebildet. Es ist mir aber nicht sicher, ob sie auch immer vollkommen funktionieren. Die Epidermispapillen sind auf der Unterseite der Träufelspitze deutlich, während sie bei älteren Blättern sonst an den übrigen Blattpartien weniger markiert sind. Wenn auch bei jugendlichen Blättern die lang vorgezogene Spitze der allein grün gefärbte Teil ist, so glaube ich doch nicht, daß man hier von einer typischen Vorläuferspitze im Sinne Raciborski's[1] sprechen kann. Das Voraneilen der assimilatorischen Funktion in der Spitze scheint mir hier nicht deutlich ausgesprochen zu sein. Ich bin geneigt, die Blatt-

---

[1] M. Raciborski, Flora, Bd. 87, p. 1 (1900).

spitzen von *Amherstia* als Träufelspitzen im Sinne Stahl's anzusehen.

II. Humboldtia laurifolia Vahl.

Diese auch unter dem Gattungsnamen *Batschia* Vahl. beschriebene Pflanze ist das Mitglied einer kleinen über das tropische Asien verbreiteten, aus vier Arten bestehenden Gattung. Unsere Art ist in Südindien und in Ceylon einheimisch. Es handelt sich um einen kleinen Baum, mit lederartigen, einfach gefiederten Blättern, die in ihrer Jugend durch ihre herabhängende Lage und durch ihre weißgrüne Farbe ein sehr auffälliges Aussehen haben. Den Besuchern von Buitenzorg wird die *Humboldtia* durch das direkt neben dem Fremdenlaboratorium angepflanzte Exemplar, welches den prächtigen Farbenwechsel seines Laubes den Vorübergehenden auf das auffallendste vordemonstriert, in besonders deutlicher Erinnerung sein. *Humboldtia* ist mit *Amherstia* systematisch nahe verwandt, doch sind ihre Blüten klein und unansehnlich. Hier findet nun die Blattentwicklung nach einem ganz anderen Typus statt als bei *Amherstia.* Während die Blätter schlaff und bleich herabhängen, strecken sich die Internodien noch nicht, sondern der junge Zweig bleibt während der Blattentfaltung ganz kurz. Es entsteht so ein flaches, dorsiventral gebautes Blattbüschel, welches als eine Art von Mittelding zwischen Knospen und dem Falle von *Amherstia* gedeutet werden kann. Der Aufbau der blütentragenden Zweige ist übrigens sympodial, indem die Achsen wiederholt mit den Blütenständen endigend sich durch die Achseltriebe erneuern.

Das Aufrichten der anfangs senkrecht herabhängenden jungen Blätter geschieht hier nicht in den Hauptknoten. Die primären Knoten verholzen bei *Humboldtia* bald und werden unbeweglich. Es wird die Einstellung der Blattfiedern in ihre definitive Lichtlage hier vielmehr durch die geotropischen Bewegungen der sekundären Knoten an der Basis jeder einzelnen Fieder besorgt. Zweifellos ist es auch da so wie bei *Amherstia* Längenwachstum der Knoten und nicht eine Variationsbewegung der Pulvini, welches die geotropische Reaktion bildet. Man sieht auch hier die Faltungen an der

Konkavseite der Knoten, sobald die Krümmung durch hinreichende Verholzung des Leitbündelzylinders fixiert ist.

Der anatomische Bau der primären und sekundären Blattknoten von *Humboldtia* ist dem Bau der *Amherstia*-Knoten sehr ähnlich. In dem mäßig ausgebildeten Rindenparenchym sind auch hier jene Gruppen von krystallführenden Zellen zugegen, welche wir als eine Art mechanischer Einrichtung aufgefaßt haben. Dieselben Gruppen krystallführender Zellen kommen übrigens auch im Marke älterer Blattstiele vor. In jüngeren Stadien untersucht, erscheinen diese Zellen größer als die anderen Rindenparenchymzellen, hyalin, und führen noch keine Krystalle. In der Rinde jugendlicher Blattknoten enthalten die Zellen reichlich Stärke, welche in den alten Rindenzellen völlig geschwunden ist. Gerbstoffartige Inhaltsmassen finden sich in den Zellen in allen Entwicklungsstadien des Blattknotens. Das Rindenparenchym grenzt sich durch eine dünne krystallführende Schichte gegen die mechanische Scheide des zentralen Leitbündelzylinders ab.

Die merkwürdigen von Ameisen bewohnten Internodialhöhlen unserer Pflanze hat zuerst F. O. Bower[1] nach Beobachtungen an der lebenden Pflanze in Peradeniya beschrieben. Ich habe diesen Ausführungen wenig hinzuzufügen und beschränke mich darauf, den meiner Arbeit beigegebenen Abbildungen einige Erläuterungen beizugeben. Wenn Bower sagt: »I am inclined to think that in *Humboldtia* the plant offers fortuitous hospitality, which is eagerly accepted by the ants«, so stimmt dies auch mit meiner eigenen Meinung über die »Myrmekophilie« dieser Pflanze überein. In den tropischen Klimaten wird eben jedes halbwegs dazu geeignete Versteck von den zahlreich vorhandenen Ameisen bewohnt, ohne daß in jedem Falle von »Symbiose zwischen Pflanzen und Ameisen« gesprochen werden muß. Die von mehreren Forschern sogar den klassischen Fällen von Myrmekophilie gegenüber gezeigte Skepsis beweist zum mindesten,

[1] F. O. Bower, Philosoph. Society of Glasgow, March 30th 1887. Ich bin Prof. Bower zu vielem Danke für die freundliche Zusendung seiner Arbeit verpflichtet. An leicht zugänglicher Stelle findet sich ein gutes Referat über diese Studie in Taubert's Bearbeitung der Leguminosen in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien, III, 3, p. 143.

daß man nun bestrebt ist, möglichst viel Kritik in derartigen Fragen zu entwickeln. Schimper[1] fand in Buitenzorg ganz ameisenfreie Exemplare von *Humboldtia*. Auch ich suchte sowohl in Peradeniya als auch in Buitenzorg bei manchen Exemplaren der Pflanze vergebens nach Ameisen.

Die Höhlung in den langgestreckt spindelförmigen Internodien der blühenden Zweige entsteht schizogen. Jüngere Stadien zeigen ein solides Mark, aus stärkeführenden kugeligen Zellen bestehend. Dann bildet sich, etwa acht Zellreihen vom Xylem zentralwärts entfernt, im Mark ein Ring von sklerenchymatischen flachen, tangential gestreckten Markzellen aus, welcher eine peripherische und eine zentrale Markregion sondert. Nun beginnt das Zentrum des Markes die Höhlung auszubilden. Gleichzeitig nehmen auch die Zellen des peripherischen Anteils des Markes nach und nach sklerenchymatischen Charakter an, indem sich ihre Wand verdickt und der aus Stärke und Protoplasma bestehende Inhalt schwindet. Die an die Markhöhle direkt angrenzenden zentralen Markzellen verdicken ihre Wand nur wenig und bilden darin nur wenig Poren aus. Das Aufspringen der Höhlenwandung des Internodiums an einer kleinen, dem apikalen Ende des Internodiums genäherten Stelle geschieht, wie Bower hervorgehoben hat, jedenfalls ohne eine Mitwirkung von Ameisen. Alle Momente sprechen dafür, daß Spannungsverhältnisse der Gewebe die Entstehung des kleinen mit unregelmäßigen Rändern versehenen Schlitzes bedingen. Durch diese Ruptur erhalten die Ameisen Zutritt zu der Markhöhle und sie finden möglicherweise daselbst auch Nahrung, indem an den Enden der Höhlung die Zellen noch genug Stärkekörner enthalten.

Interesse bietet ferner das Studium der Blattentwicklung und der Struktur der ausgebildeten Blätter von *Humboldtia*. Die erwachsenen Blätter sind dunkelgrün, von lederartiger Textur, paarig gefiedert. Die lanzettlichen ganzrandigen Fiedern sind etwa 9 *cm* lang, mit einer 1 *cm* langen vorgezogenen Spitze, welche als »Träufelspitze« bezeichnet werden kann. Das Mesophyll führt ein einreihiges Palisadenparenchym. Die

---

[1] F. W. Schimper, Pflanzengeographie, p. 160.

Epidermis der Unterseite ist nicht im mindesten papillös ausgebildet. Auf beiden Blattseiten sind die Epidermiszellen dickwandig und man konstatiert das Vorkommen zerstreut stehender einzelliger dickwandiger Haare. Die Spaltöffnungs-Schließzellen sind unter das Niveau der Epidermis eingesenkt. Die Träufelspitze weist kaum irgendwelche Differenzen im Bau gegenüber den anderen Teilen der Spreite auf. Ihre Palisadenzellen enthalten jedoch nicht so viele Chloroplasten wie das Palisadengewebe in den übrigen Partien des Blattes. Die Palisadenzellen werden, wie schon Haberlandt[1] hervorhob, während des hängenden Stadiums der Blätter ausgebildet. Solange die Blätter bleich gefärbt sind, enthalten die Palisadenzellen nur sehr wenige Chloroplasten, welche sich dann durch Teilung rasch vermehren. Doch habe ich gefunden, daß die jungen Blätter bereits weit entfaltet sind, wenn die Ausbildung des Palisadenparenchyms beginnt.

Nicht weit von der Spitze entfernt lassen die Blätter von *Humboldtia* schon in früher Jugend ein Paar leuchtend rotgefärbter, 1 *mm* im Durchmesser haltender Stellen erkennen, die als knöpfchenartige Verdickungen dem Gefühle wahrnehmbar sind. An der Blattbasis findet sich, meist nur auf einer Seite ausgebildet, ein gleiches Körperchen. Hier und da weisen die Blätter auch innerhalb der Mitte der Spreite solche rote verdickte Stellen auf, ohne daß dies regelmäßige Befunde genannt werden können. Offenbar sind dies dieselben Gebilde, welche Bower im Sinne hat, wenn er von »Glands of considerable size and dark colour« spricht. Auch Schimper's Erwähnung von zahlreichen schön roten Nektarien an den Blättern und Nebenblättern von *Humboldtia* beziehen sich auf diese Organe. Die großen Nebenblätter führen mehrere der in Rede stehenden Gebilde sowohl auf dem stark entwickelten Öhrchen derselben als auf der Fläche der eigentlichen Stipula. Es liegt nahe, daran zu denken, daß wir es hier mit extrafloralen Nektarien zu tun haben, welche mit der Myrmekophilie der Pflanze in Zusammenhang stehen. Daran scheint auch Schimper in erster Linie gedacht zu haben. Ich konnte jedoch bei der lebenden Pflanze an den er-

[1] Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl., p. 31 (1904).

wähnten roten Körperchen keine richtige Sekretion feststellen und es scheinen die Ameisen nach meinen Beobachtungen auch die fraglichen »Nektarien« nicht aufzusuchen.

Mikroskopisch bieten die in Rede stehenden Organe ein eigentümliches und sehr charakteristisches Bild dar. Flächenschnitte zeigen, daß jedes der Knötchen auf der Blattunterseite eine kreisrunde, zentral gelegene Öffnung besitzt. Gleichzeitig bemerken wir sofort eine Beziehung des Organs zu dem Netz der Blattnerven, indem um das Knötchen herum eine sternförmige Anordnung der Auszweigungen der Blattleitbündel sichtbar ist. Bei stärkerer Vergrößerung konstatiert man die Anwesenheit einer größeren Menge von Wasserspalten in der unmittelbaren Nachbarschaft der zentralen Öffnung, an welche sich in weiterer Distanz die normalen Luftspalten anschließen. Diese Wasserspalten sind weit offen und besitzen einen mehrfachen Ring von Nebenzellen. Vielleicht gehen sie allmählich in Luftspalten über. Letztere haben keine Nebenzellen und sind etwas unter die Oberfläche der Epidermis eingesenkt. Wenn wir den Flächenschnitt durch eine tiefere Schnittebene legen, so treffen wir das Gewebe der Drüse unterhalb der Eingangsöffnung. Dieses Gewebe besteht aus braunen parenchymatischen plasmareichen Zellen, welche im frischen Zustand rotgefärbten Inhalt führen. Ein großer Zellkern ist in jeder dieser Zellen wahrnehmbar. Die randständigen drei Schichten dieses zentralen Gewebekomplexes der Drüse besitzen eine etwas stärkere, dunkelgefärbte Zellwand. Die die Drüse umspinnenden Leitbündel-Auszweigungen endigen wenige Zelllagen entfernt vom beschriebenen zentralen Gewebekomplex der Drüse außerhalb desselben im Parenchym. Die letzten breiten, mit schlitzförmigen Tüpfeln versehenen Tracheiden legen sich mit kurzen Ausbuchtungen an die benachbarten Parenchymzellen an.

Untersucht man Querschnitte durch die fraglichen drüsenartigen Organe, so bietet sich gleichfalls ein charakteristisches Bild dar, welches von den aus Nektarien sonst zu gewinnenden Bildern ganz verschieden ist. Es empfiehlt sich, hier Paraffineinbettung und Mikrotomschnitte anzuwenden, um genügend klare Bilder zu erzielen. Der braungefärbte parenchymatische

Gewebekomplex, welcher den Drüsenkörper bildet, stellt sich nun als eine eirundliche Masse dar, die in das Blattgewebe eingebettet ist. Wir sehen auf der Blattunterseite eine umschriebene tiefe Einsenkung, welche von der Epidermis allenthalben ausgekleidet ist, entsprechend der auf den Flächenschnitten sichtbaren kreisrunden Lücke. Die genaue Untersuchung der Gewebe, welche an diese Einsenkung angrenzen, lehrt, daß keine Unterbrechung der Epidermis irgendwo vorliegt, sondern daß wir auch die den Boden des Grübchens überziehende Zellschichte als Epidermis aufzufassen haben. Wasserspalten im Grunde der grubenartigen Vertiefung aufzufinden gelang mir nicht. Der zentrale Parenchymkomplex ist durch wenige Lagen dickwandigerer Zellen gegen die Gewebe der Umgebung abgegrenzt. In der unmittelbaren Nachbarschaft bemerkt man ferner die hyalinen zarten Stränge der Gefäßbündelendigungen. In manchen Schnitten traf ich unterhalb der Epidermis der Blattoberseite einige schwache Bündel aus mechanischen Elementen bastfaserartiger Natur. Die Epidermis beider Blattseiten ist in der Gegend unserer drüsenartigen Organe von *Humboldtia* meist mindestens an manchen Stellen mehrschichtig.

Nach diesen anatomischen Feststellungen haben wir wohl die in Rede stehenden Organe am besten als eine Art von Epithemdrüsen aufzufassen, welche zur Abscheidung von tropfbarflüssigem Wasser in Beziehung stehen. Mit Zuckersaft abscheidenden Nektarien haben diese Organe sicher nichts zu tun. Unter den Hydathoden repräsentieren die Epithemdrüsen von *Humboldtia* einen anscheinend ganz neuen Typus, welcher von den bei Haberlandt beschriebenen Formen der Wasserdrüsen gänzlich abweicht.

Bei Durchsicht der auf Nektarien bezüglichen Literatur fand ich nur ein einziges Mal Organe beschrieben, die lebhaft an die Epithemdrüsen der *Humboldtia* erinnern. Ich meine die von Correns[1] studierten »extranuptialen Nektarien« von *Dioscorea*. Die von Correns gegebenen Abbildungen erinnerten mich so lebhaft an die bei *Humboldtia* beobachteten

[1] C. E. Correns, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der extranuptialen Nektarien von *Dioscorea*. Diese Sitzungsber., Bd. 97, Abt. I, p. 651 (1888).

Verhältnisse, daß ich verschiedene *Dioscorea*-Arten zur vergleichenden Untersuchung heranzog, um etwaige Beziehungen dieser beiden Arten von Drüsenorganen klarzustellen. Mir stand Material von verschiedenen javanischen *Dioscorea*-Arten zur Verfügung, worunter *D. Koordersii* Prain und *D. pentaphylla* L. genauerer Untersuchung unterzogen wurden. *D. alata* L. und verschiedene unbestimmte wildwachsende *Dioscorea*-Arten aus Ceylon und Java zeigten keine wesentlichen Differenzen, soweit ein gelegentlicher Vergleich Aufschluß gab. Die drüsenartigen Organe von *Dioscorea* sind immer kleiner, oft beträchtlich kleiner als die Drüsen von *Humboldtia*. Sie stehen auch nie an dem Blattrande, sondern stets unregelmäßig und vereinzelt über die Spreitenfläche verteilt. Man entdeckt sie leicht, wenn man die Blätter gegen das Licht hält, und erkennt sie an dem sternförmigen Netz von feinen Blattnerven, welches ihre Umgebung bildet. Diese Verhältnisse erinnern lebhaft an die Epithemdrüsen von *Humboldtia*. So fordert auch die Untersuchung der Flächen- und Querschnitte sehr zum Vergleiche mit *Humboldtia* heraus. Alle wesentlichen Struktureigentümlichkeiten kehren wieder. Die kreisförmige Lücke auf Flächenschnitten im Zentrum der Drüse, die Form des Drüsenkörpers, seine Abgrenzung gegen das übrige Blattgewebe in den Querschnitten: alles das zeigt nur geringfügige Unterschiede von den einschlägigen Befunden bei *Humboldtia*. Doch wollte es mir bei keiner *Dioscorea* gelingen, Wasserspalten auf der Oberfläche der Drüsen einwurfsfrei nachzuweisen. Es finden sich wohl Spaltöffnungen in der unmittelbaren Umgebung auf der Blattunterseite, doch haben diese Organe, soweit ich sie genauer Untersuchung unterworfen habe, immer den Charakter von Luftspalten gezeigt. Ich kann daher den naheliegenden Verdacht, daß auch die Blattdrüsen von *Dioscorea* als Epithemdrüsen aufzufassen seien, nicht über ein gewisses Maß der Möglichkeit erheben. Daß es sich um echte Nektarien handelt, welche wie bei *Humboldtia* so auch bei *Dioscorea* mit der Myrmekophilie in Zusammenhang gebracht worden sind, ist eine Vermutung, welche schon von Correns mit gewisser Skepsis wiedergegeben worden ist. Direkte Beweise liegen wenigstens hierfür nicht vor.

Jedenfalls wird man die Drüsen von *Dioscorea* und *Humboldtia* an den lebenden Pflanzen in ihrer Heimat bezüglich ihrer Funktion einem erneuten Studium zu unterziehen haben, ehe man zu einem abschließenden Urteil gelangen kann. Insbesondere wäre auf die Tropfenabscheidung aus den Drüsen zu achten, welche ich leider weder bei *Humboldtia* noch bei *Dioscorea* während meines Aufenthaltes in den Tropen geprüft habe.

Die Entwicklung der Drüsen von *Dioscorea* hat Correns genau verfolgt und konnte sicherstellen, daß sie aus einer Dermatogenzelle hervorgehen. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß auch die Drüsen von *Humboldtia* eine analoge Entwicklungsgeschichte haben, wenn auch ganz junge Entwicklungsstadien von mir nicht untersucht worden sind.

III. Brownea grandiceps Jacq.

Die Gattung *Brownea*, welche auch unter *Hermesias* Löfl. gerechnet wird, ist amerikanischen Ursprungs. Unsere Art stammt aus Venezuela, woselbst sie wegen ihrer schönen rosen- oder rhododendronartigen Blütensträuße den Volksnamen »Rosa del monte« führt. Gegenwärtig wird der Baum in allen Tropenländern häufig als Zierpflanze kultiviert und er ist auch in den Gewächshäusern Europas in Kultur. Es handelt sich um einen mäßig hohen, nach Art der Trauerbäume wachsenden Baum. Die Zweigsysteme sind dorsiventral abgeflacht, im Jugendzustand vertikal abwärts geneigt. Die paarig gefiederten Blätter besitzen lederartige, dunkelgrüne, in eine lange Träufelspitze ausgezogene Fiedern, welche lanzettliche Form und eine glatte glänzende Oberfläche haben. Nahe der Spitze sind hier weder gefärbte Punkte noch irgendwelche Verdickungen wahrzunehmen. Im ausgewachsenen Zustande sind die Fiedern etwa 14 *cm* lang und ihre Träufelspitze ist abgetrocknet.

Die jungen Blätter haben eine ziemlich steife Hauptspindel. Ihre Fiedern sind ganz flach, ohne eine Spur von Faltung in der Mitte. Die Färbung ist in diesen Jugendstadien blaßgrün mit braunrötlicher Scheckung. Die Größenzunahme der Fiedern ist auch hier eine sehr rasche. Schon in diesen jungen Stadien

messen die obersten Blattfiedern 12 *cm* in der Länge. Die untersten Fiedern des Blattes weichen in ihrer Form von den übrigen Fiederpaaren ab, sind breiter und kürzer, von breitlanzettlicher Form, nur $3^1/_2$ *cm* lang, mit einer 1 *cm* langen Träufelspitze. Die Träufelspitze wächst besonders wenig während der Weiterentwicklung der herabhängenden jungen Blätter. An den Fiedern des obersten Paares mißt sie im Jugendstadium 1·5 *cm*, bei alten Blättern 2 *cm*.

Die jungen Blätter besitzen zwei sehr lange grannenartige Nebenblätter, welche bald abgeworfen werden und deshalb in den Beschreibungen der Pflanze, soweit ich feststellen konnte, bisher völlig übersehen worden sind. Aus einer ganz kurzen scheidenförmigen Basis entspringt ein bis 18 *cm* langer fadenförmiger behaarter Fortsatz, welcher vielleicht noch länger sein kann, was sich schwer sicherstellen läßt, weil der grannenartige Teil der Nebenblätter sehr zerbrechlich ist. Die Ränder dieses grannenförmigen Teiles sind eingerollt.

Noch wenn die bleichgefärbten jungen Blätter nahezu ihre volle Größe erlangt haben, sind die jungen Internodien wenig entwickelt. So kommt es, daß die Blätter in großen dichten Büscheln beisammen stehen, welche herabhängen, eine beträchtliche Größe erreichen, abgeflacht sind, eine Licht- und eine Schattenseite unterscheiden lassen und durch ihre grünroten Farbenschattierungen einen prächtigen Anblick gewähren.

Ein Aufrichten der Blätter im primären Knoten kommt hier kaum zustande. Die Hängelage der Hauptspindel der Blätter wird im allgemeinen zeitlebens beibehalten. Die primären Knoten erreichen bei *Brownea* dieselbe beträchtliche Größe wie bei *Amherstia* und zeigen im erwachsenen Zustande Krümmungen verschiedenen Grades, wahrscheinlich geotropischer Natur. Die Fixierung der Krümmung geschieht hier sehr bald. Damit steht wohl auch die frühzeitige Ausbildung von Sklerenchymzellnestern in der Rinde der Knoten im Zusammenhange. Bereits die jungen Knoten enthalten zahlreiche Ballen wohlausgebildeter Sklerenchymzellen in der Rinde zwischen den Rindenparenchymzellen. Später sind diese Sklerenchymzellen fast bis zum Schwinden ihres Lumens verdickt. Außerdem bilden sich in der Umgebung der Steinzellnester zahlreiche

krystallführende Zellen aus. Zerstreute Krystallzellen liegen auch in der peripherischen Rindenregion. Diese krystallführenden Zellen entsprechen vollkommen dem bei *Amherstia* erwähnten Typus und auch die Deutung als mechanische Behelfe wird auf den Fall von *Brownea* übertragbar sein. Die Korkbildung erfolgt an den primären Knoten gleichfalls bald, in relativ frühen Stadien der Entwicklung. Die Fältelung der Konkavseite der gekrümmten Knoten läßt auch hier auf eine Kompression im Verlaufe des ungleich raschen Wachstums an den antagonistischen Flanken schließen.

Durch Ausbildung mechanischer Elemente werden ferner auch die Hauptspindeln der Blätter frühzeitig ausgesteift und die Blätter verharren daher häufig in der abwärtsgerichteten Lage der ersten Entwicklungszeit. Die Bewegungen der Fiedern erfolgen zum größten Teile in den sekundären Fliederknoten, wodurch die Lichtstellung der Spreitenteile erreicht wird. Aber selbst die sekundären Pulvini fixieren bald ihre geotropische Krümmung, bilden mechanische Elemente aus, überziehen sich auf ihrer Oberfläche mit Kork, so daß auch hier nyktitropische Bewegungen nur in der ersten Lebensperiode zu beobachten sind. Von Interesse ist es, daß die Ausbildung der Steinzellen in der Rinde in der Hauptspindel viel früher beendet ist als in den sekundären Knoten, was mit der Erhaltung der Bewegungsfähigkeit in den letzteren zusammenhängt. In den jungen noch nicht ergrünten Blättern sind die Gewebeformationen bereits ausgebildet, nur die Chloroplasten sind erst in geringer Zahl vorhanden. Das Anthokyan ist wohl hier wie in zahlreichen anderen Fällen als eine Schutzfarbe für das junge chlorophyllführende Gewebe aufzufassen. Der anatomische Aufbau ausgewachsener Blätter erinnert an einen bifazialen Blattypus, indem ein palisadenartiges chlorophyllreiches Gewebe auch an die Epidermis der Unterseite angrenzt und ein eigentliches Schwammparenchym fehlt; doch sind die Stomata auf die Blattunterseite beschränkt. Daselbst finden sie sich in sehr großer Zahl, sind relativ klein, etwas unter das Niveau der Außenwand der Epidemiszellen eingesenkt. Die Epidermis der Blattunterseite hat ausgeprägt papillöse Beschaffenheit. In den Leitscheiden der feinsten Nerven fallen, insbesondere zunächst

der Blattoberfläche, Krystallzellen auf. Wasserspalten fand ich zerstreut stehend in der Nähe des Blattrandes auf. Der Blattrand ist durch einen zu ihm parallel laufenden Nerv ausgesteift. Die Anatomie der Träufelspitze bietet nichts Besonderes. Auch an der Träufelspitze finden wir die papillöse Struktur der Epidermis der Blattunterseite.

IV. Saraca indica L.

Diese auch unter dem Gattungsnamen *Jonesia* Roxb. beschriebene Pflanze gehört zu einer durch das tropische Asien verbreiteten Gattung. Die hieher gehörenden Formen stehen einander ziemlich nahe. Unsere Art ist im Garten von Peradeniya ein ziemlich hoher Baum, mit herabgebogenen trauereschenartigen Ästen. Die Blätter bestehen aus drei Paaren lanzettlicher lederartiger Fiedern. Die kleinen orangeroten Blüten stehen in kopfig gedrängten Infloreszenzen. Die jungen Blätter entwickeln sich hier wie bei *Brownea*, doch ist die Bildung von abgeflachten Büscheln herabhängender Blätter bei *Saraca* nicht so markiert wie bei *Brownea*. Die Entwicklung der Internodien eilt bei unserer Pflanze gegenüber der *Brownea* voraus. Die herabhängenden jungen Fiedern sind lebhaft rot gefärbt und besitzen eine grüne stumpfliche Spitze, die schon in diesem Lebensalter eine auffallende Verdickung aufweist, auf welche wir noch zurückkommen werden. Das Ergrünen der Blätter findet statt, wenn die Länge der lanzettlich linealen Fiederspreite etwa 13 *cm* beträgt. Dann wächst die Spreitenlänge noch auf 26 bis 27 *cm* heran.

Die primären Blattknoten an der Basis der Hauptspindel sind auch bei *Saraca* nur wenig aktiv. Die Einstellung der Fiedern in die fixe Lichtlage kommt vielmehr hauptsächlich durch die Tätigkeit der erst spät unbeweglich werdenden Fiederknoten zustande. Die starke Faltung der gekrümmten primären Knoten an deren Konkavseite läßt auch hier keinen Zweifel darüber, daß im Verlaufe des einseitig geförderten Längenwachstums während der Ausführung der Krümmung eine erhebliche Kompression der im Wachstum zurückbleibenden Flanke eintritt. Der Krümmungsmechanismus scheint wesentlich derselbe zu sein wie bei *Amherstia*. Bei der anato-

mischen Untersuchung der Knoten findet man die Rindenparenchymzellen an der Konkavseite kleiner als die Rindenzellen an der Konvexseite und die Zellwände der Konkavflanke etwas dicker als die Dicke der Zellmembranen auf der Gegenflanke. Kleine Nester von Steinzellen und von krystallführenden Zellen finden sich in der peripherischen Zone des Rindenparenchyms.

Solange die Fiedern noch rot gefärbt sind — die untersuchten Blattfiedern hatten in diesem Stadium die Länge von 6 *cm* — sind die sekundären Knoten an der Fiederbasis von einer stark behaarten Epidermis überkleidet. Der Holzkörper des Leitbündelstranges ist noch unentwickelt. Bastfasern fehlen noch fast ganz. Die Rinde enthält weder Sklerenchymzellen noch Krystallzellen. Sobald die Fiedern ergrünen und eine Länge von 13 *cm* erreicht haben, beginnt die Krümmungstätigkeit der Knoten. Eine Korkschichte ist da auf der Oberfläche der Knoten noch nicht ausgebildet. Die mechanische Scheide ist erst wenig entwickelt, Krystallzellen fehlen noch in der Rinde und die Sklerenchymzellen im Rindenparenchym sind noch dünnwandig. An alten Blättern zeigen die Fiederknoten eine Querfältelung auf der Konkavseite ihrer Krümmung, die Korkbildung ist eingetreten. Kristallzellen finden sich zahlreich in der Rinde und ebenso sind viele zerstreute, nicht in Nestern beisammenstehende kleine Sklerenchymzellen im Rindenparenchym zerstreut. Eine krystallführende Zellschichte grenzt an den Rand der mechanischen Scheide des Leitbündelzylinders.

Die ausgewachsenen lederartigen dunkelgrünen Blattfiedern zeigen normalen dorsiventralen Bau. Die Spaltöffnungen sind ein wenig eingesenkt, im Bau von demselben Typus wie die Stomata von *Humboldtia*. Auffallend sind einzelne oder in kleinen Gruppen beisammenstehende, mit stumpfen Fortsätzen versehene Sklereiden im Schwammparenchym. Diese Sklerenchymzellen sind plasmaführend und dürften im lebenden Zustand Anthokyan enthalten wie auch sonst noch manche Parenchymzellen der alten Blätter. Wenn die Fiederspreiten etwa die halbe Länge des ausgewachsenen Zustandes erreicht haben und eben im Ergrünen begriffen sind, so sind alle Gewebe des Mesophylls vollkommen ausgebildet. Nur enthalten die Palisadenzellen erst

wenig Chloroplasten. Vielleicht hat aber auch die Epidermis der Blattunterseite in jenem Stadium noch nicht die volle Zahl der Stomata ausgebildet. Die Epidermiszellen enthalten hier noch Anthokyan. Die rotgefärbten hängenden Fiedern von 6 *cm* Länge sind eben im Begriffe, Palisaden- und Schwammparenchym zu differenzieren. Die meisten Zellen führen da Anthokyan. Man trifft bereits wohlausgebildete Spaltöffnungen an. Die jüngsten Fiedern, welche ich untersuchte, waren 4 *cm* lang und wiesen noch keine Differenzierung der Gewebe des Mesophylls auf. Die Stomata der Epidermis der Blattunterseite sind da eben in Ausbildung begriffen, die Epidermis führt zahlreiche einzellige und dickwandige Haare. Die jungen Blattfiedern sind von Anfang an flach und nie über der Mitte zusammengefaltet.

Im vorausgegangenen wurden eigentümliche Verdickungen der grüngefärbten Blattspitze von jungen Fiederblättern erwähnt. Diese verdickten Stellen der Spitze sind auch bei erwachsenen Blättern noch vorhanden und die Blattspitze trocknet selbst bei alten Blättern niemals ab. Die Verdickung der Spitze ist aber bei den jugendlichen Blättern relativ viel stärker ausgeprägt als bei den erwachsenen Fiedern, indem diese Verdickungsknoten sich späterhin nicht mehr nennenswert vergrößern. Der anatomische Bau der in Rede stehenden Blattstellen bietet manche bemerkenswerte Momente dar. Die etwa wie kleine Gallen aussehenden stecknadelkopfgroßen Verdickungen sind auf jeder Seite der Blattspitze, dem Rande genähert, angebracht, doch nicht auf der äußersten Spitze des Blattes, sondern von dieser 1 bis 2 *mm* entfernt. Ein Querschnitt durch das ausgewachsene Blatt in der Gegend der apikalen Verdickungen zeigt uns folgendes. Die unveränderte lückenlose Epidermis überzieht zunächst eine 3 bis 4 Zellagen starke Rindenzone, auf welche nach innen eine aus zarten Zellen bestehende, öfters unterbrochene Schichte folgt, in welcher deutlich Leitbündelendigungen nachzuweisen sind. Diese letzterwähnte Gewebeformation ist also wohl als Epithem zu deuten. Dieses Epithem nun überzieht eine zentrale Zone, aus ziemlich großen Parenchymzellen bestehend, welche in den konservierten Präparaten zahlreiche kleinere Ballen (anthokyanhältiger

Inhalt?) aufweisen, im Gegensatze zu den Rindenzellen, die nur einen größeren Inhaltsballen führen. Weiter ist an den Querschnitten kaum etwas zu sehen. Hier und da bemerkt man Stellen, wo ein Phellogen knapp unterhalb der Epidermis ausgebildet ist, und es scheint, als ob dies häufig im Umkreise von Spaltöffnungen der Fall wäre. Wie an Paraffinpräparaten und Mikrotomschnitten durch die jüngsten Stadien der Blattentwicklung zu konstatieren war, ist die geschilderte Gewebedifferenzierung in den knotenartigen Verdickungen der apikalen Blattregion schon sehr frühzeitig ausgebildet. An Flächenschnitten erkennen wir ohne weiteres die Beziehung dieser Verdickungsstellen zum Leitbündelnetz der Blätter. Die Knötchen sind von einem Netz von Leitbündel-Auszweigungen umsponnen und man sieht zahlreiche blinde Enden von wenigzelligen Tracheidenzügen im Parenchym in der Umgebung der Verdickung. Es gelang mir, auch unzweifelhafte Wasserspalten über der Verdickung nachzuweisen. Die Deutung dieser merkwürdigen apikalen Anschwellungen des Blattgewebes ist somit wohl kaum anders zu geben, als daß man sie als Epithemdrüsen auffaßt. Sie stellen einen ganz neuen Typus dieser Gebilde dar, völlig verschieden von dem an *Humboldtia* in der vorliegenden Arbeit beschriebenen und von *Dioscorea* schon seit längerer Zeit bekannten Typus.

Mit den von mir studierten Fällen ist natürlich die Liste der Bäume mit hängenden jungen Blättern nicht erschöpft. Auf einige Fälle wurde übrigens bereits im Eingange dieser Arbeit hingewiesen. Herabhängendes und rotgefärbtes junges Laub scheint nach vielfach in Ceylon und Java gesammelten Eindrücken eine relativ gar nicht seltene Erscheinung zu sein. Außer den bei Stahl erwähnten Beispielen will ich besonders auf die *Mesua ferrea* L. hinweisen, bei welcher die Einstellung in die Lichtlage an den Blättern durch eine Wachstumskrümmung in den kurzen gelenkartigen Stielen erfolgt.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Das Herabhängen der jungen Triebe von *Amherstia* sowie des jungen Laubes von *Humboldtia, Brownea* und *Saraca* ist nicht die Folge eines »turgorlosen Zustandes« während der ersten

Entwicklungsstadien der jugendlichen Organe, sondern steht im Zusammenhange mit dem plastischen Zustande der Gewebe bei Abwesenheit von mechanischen Elementen.

Die Aufrichtung der Blätter von *Amherstia* geschieht vermittels einer geotropischen Wachstumskrümmung in den primären Blattknoten. Bei den untersuchten Verwandten von *Amherstia* spielt die Wachstumskrümmung der primären Blattgelenke nicht so sehr eine Rolle als die geotropische Krümmung der Blattfiedergelenke. Aber auch diese wird durch Wachstum zustandegebracht, so daß wir in keinem dieser Fälle geotropische Reaktion durch Variationskrümmung, sondern ausschließlich durch ungleiches Wachstum der antagonistischen Flanken erfolgen sehen.

Die biologische Bedeutung der Hängelage im jugendlichen Zustand beruht in erster Linie in dem Schutze der jungen Organe gegen zu intensive Besonnung und in der Erreichung geeigneter räumlicher Verhältnisse zur Ausführung des raschen Wachstums in der ersten Entwicklungsperiode. *Amherstia* zeigt diese eigenartige Anpassung in extremster Weise. Bei den übrigen untersuchten Amherstieen nähern sich die Verhältnisse der jungen Triebe bereits den regulären Knospenbildungen an.

Die »extranuptialen Nektarien« der Blätter von *Humboldtia* sind wahrscheinlich so wie die ähnlichen Drüsen von *Dioscorea* Epithemdrüsen und stehen mit der Ausscheidung von Wassertropfen in Zusammenhang.

Die paarweisen Verdickungen der Blattspitze von *Saraca indica* dürften am besten gleichfalls als eine eigenartige Form von Epithemdrüsen aufzufassen sein.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1. *Amherstia nobilis.* Jugendlicher Zweig. Stark verkleinert. Wie die folgende Photographie Originalaufnahme aus Peradeniya.

Fig. 2. *Amherstia,* Blütenstand. Stark verkleinert.

Tafel II.

Fig. 1. *Humboldtia,* Öffnung des hohlen Internodiums im Querschnitt. Zeiss $2/a_3$.

Fig. 2. *Humboldtia,* Internodialhöhle, Wand, Abgrenzung des peripherischen vom zentralen Mark. Reichert III/4.

Fig. 3. *Humboldtia,* Internodialhöhlenwand. Reichert II/4.

Fig. 4. *Humboldtia,* Epithemdrüse, Flächenschnitt. Zeiss 2/AA.

Tafel III.

Fig. 1. *Humboldtia,* Epithemdrüse aus dem ausgewachsenen Blatte, Querschnitt. Reichert III/4.

Fig. 2. Dasselbe. Paraffinpräparat. Reichert III/6.

Fig. 3. Dasselbe. Paraffinpräparat, Flächenschnitt. Reichert II/8.

Fig. 4. Dasselbe. Wasserspalte von der Oberfläche der Drüse. Reichert III/8.

Tafel IV.

Fig. 1. *Humboldtia,* Epithemdrüse, Gefäßbündelendigungen. Reichert III/6.

Fig. 2. *Saraca indica,* Blatt, Sklerenchymzellen. Zeiss 2/D.

Fig. 3. *Saraca,* Stadium III, Verdickung der Blattspitze, Querschnitt. Reichert III/4.

Fig. 4. *Saraca,* Gefäßbündelendigung im Epithem. Reichert II/6.

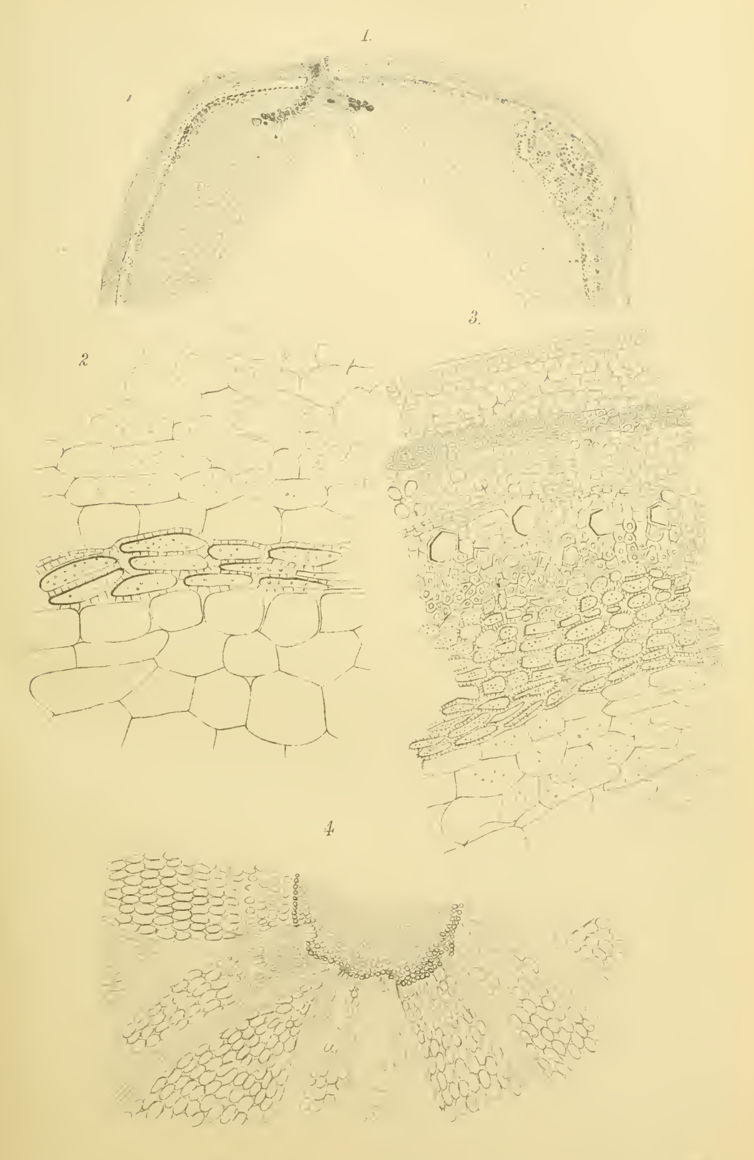
Fig. 5. *Saraca,* Wasserspalte von der Epithemdrüse. Reichert III/6.

Fig. 1

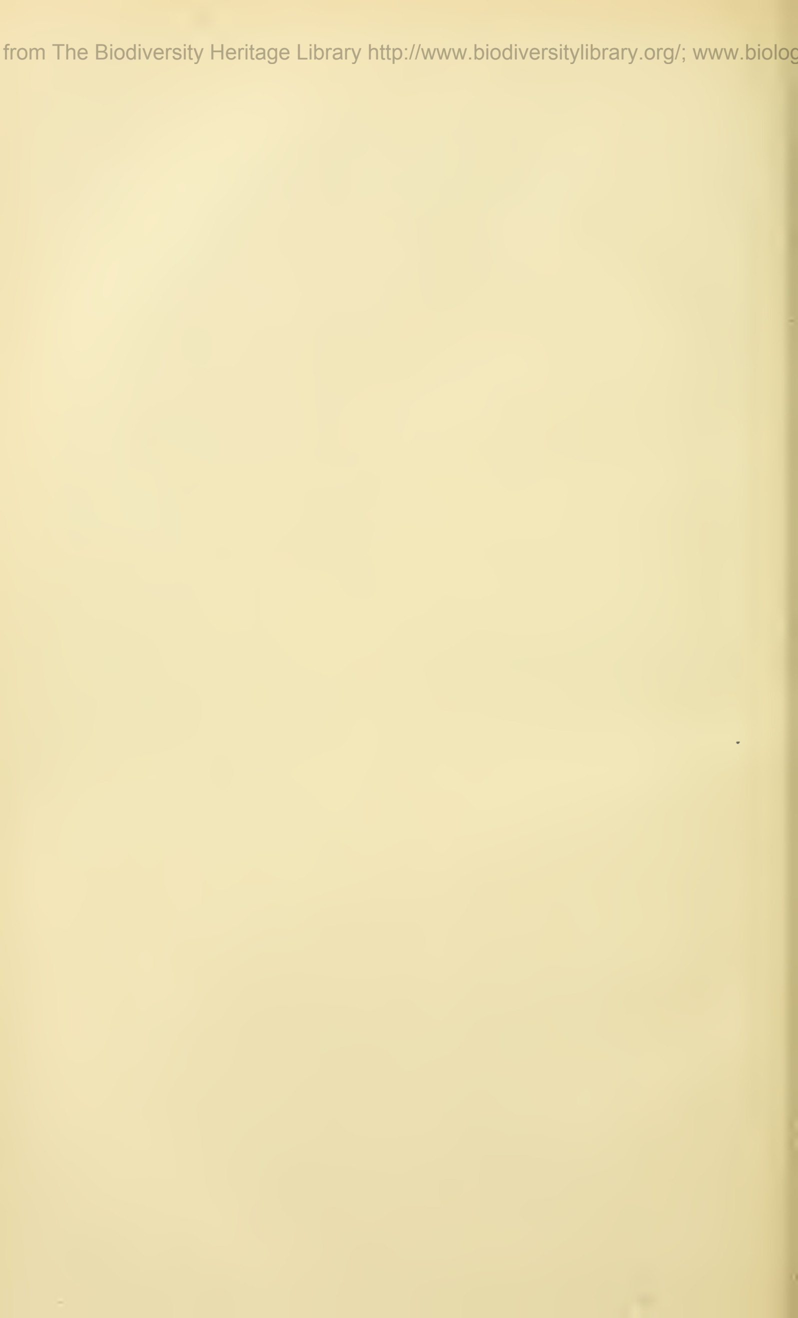
Fig 2

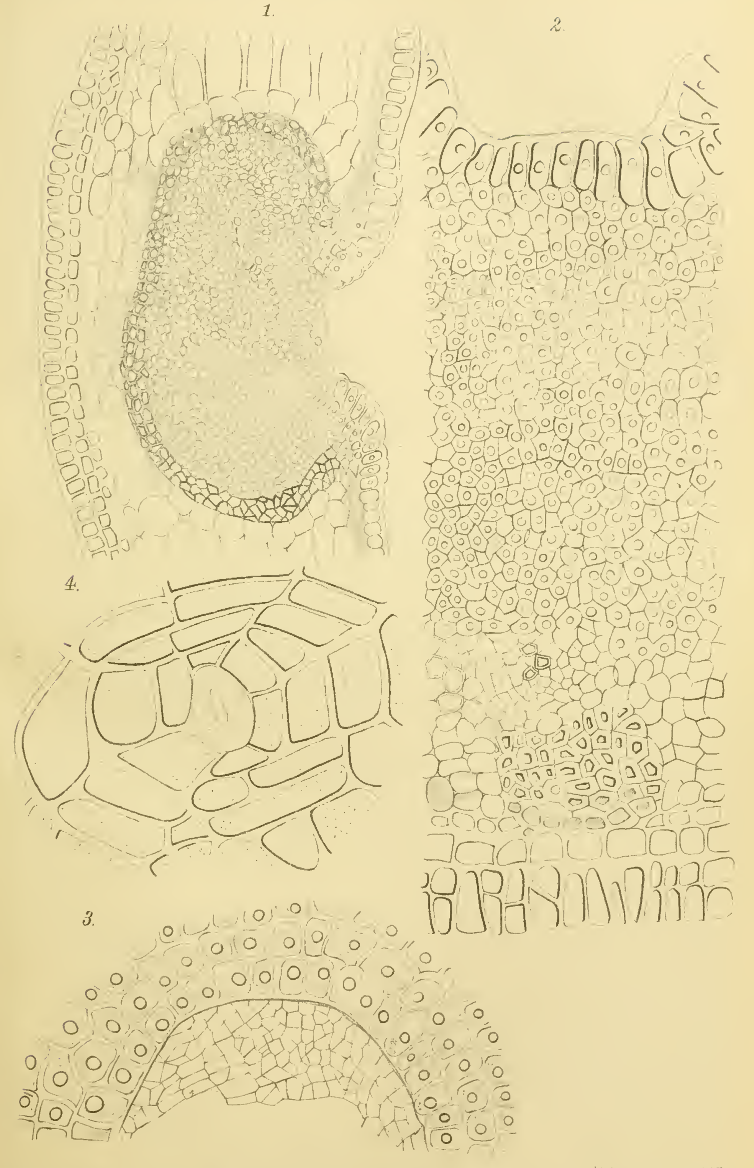
Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien





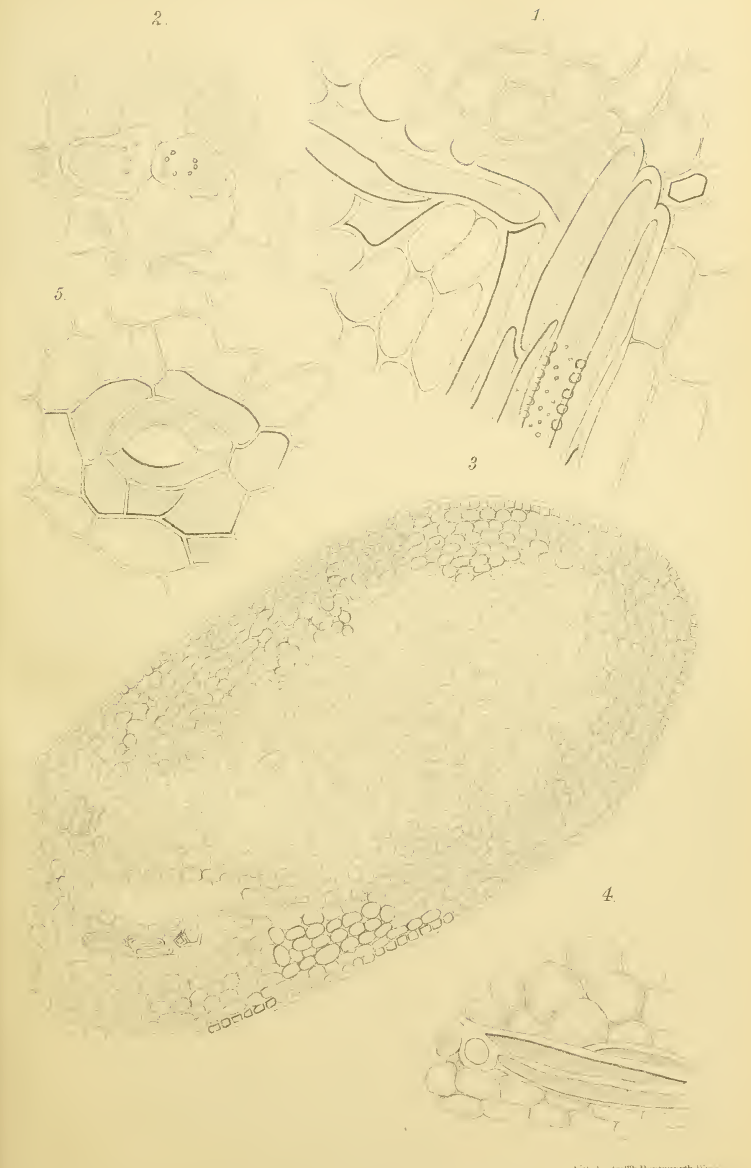
Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien





Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.





Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.